云 南 植 物 研 究 1990; 13（3）:237—246
Acta Botanica Yunnanica

分布于日本和中国的鹅观草及其杂种的形态学和细胞学研究

卢宝荣　　颜　济　　杨俊良

（四川农业大学小麦研究所，都江堰市611830）

摘要 本文对分布于日本的 *Agropyron tsukushiense* (Honda) Ohwi var. *transiense* (Hack.) Ohwi ($2n=6x=42$) 和分布于中国的*Roegneria kamoji* Ohwi ($2n=6x=42$)及其杂种F_1($2n=6x=42$)进行了形态学及细胞学的研究，并同时探讨了亲本种的亲缘关系。总体来看，亲本材料之间在形态上虽有差异但并不十分显著。杂种F_1 的形态特征介于其父、母本之间。在减数分裂过程中，亲本种和杂种F_1的染色体配对行为均十分正常。但在检查了大量的成熟花粉和穗状花序之后，发现杂种 F_1有部份不育现象。上述研究结果表明 *A. tsukushiense* var. *transiens*的三个染色体组与*R. kamoji*的三个染色体组同源。结合形态学和育性等方面的研究资料，作者认为上述两个材料仍应属于同一分类等级。但必须指出，由于长期的地理隔离，他们之间产生了一定的形态变异和生殖障碍。按照国际植物命名法规(ICBN)上述两个材料应组合为：*Roegneria tsukushiensis* (Honda) B. R. Lu, Yen et J. L. Yang 及其变种var. *transiens* (Hack.) B. R. Lu, Yen et J. L. Yang comb. nov.

关键词 染色体组分析；形态学比较；新组合；鹅观草

CYTOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL STUDIES OF AGROPYRON TSUKUSHIENSE VAR. TRANSIENS OF JAPAN, ROEGNERIA KAMOJI OF CHINA AND THEIR ARTIFICIAL HYBRIDS

Lu Baorong, Yan Ji, Yang Junliang

(*Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University*, Dujiangyanshi, Sichuan 611830)

Abstract *Agropyron tsukushiense* (Honda) Ohwi var. *transiens* (Hack.) Ohwi ($2n=6x=42$) from Japan and *Roegneria kamoji* Ohwi from China ($2n=6x=42$) together with their artificial hybrids ($2n=6x=42$) were morphologically and cytologically studied to determine meiotic behaviour, fertility of the F_1 hybrids and the relationship between the two parents. The F_1 hybrids appeared intermediate between the two parents and they showed very high chromosomal pairing at the MI of meiosis. However, partial sterility of the hybrids was observed from

1989－03－13收稿

examination of a large number of F_1 spikes. The present results indicate that *A. tsukushiense* var. *transiens* and *R. kamoji* share three identical genomes. They should, therefore, belong to the same taxa, although there existed a slight morphologic divergence and reproductive barrier between the populations of the two different distribution areas, which are probably due to the long period of geographic isolation. According to the International Code of Botanical Nomenclature (ICBN), the taxa is combined into *Roegneria tsukushiensis* (Honda) B. R. Lu, Yen et J. L. Yang var. *transiens* (Hack.)B. R. Lu, Yen et J. L. Yang comb. nov.

Key words Genomic analysis; Morphological comparison; New combination; *Agropyron tsukushiense* var. *transiens*; *Roegneria kamoji*

鹅观草（*Roegneria kamoji*, syn. *Agropyron kamoji*, *A. tsukushiense* var. *transiens*）曾在1903年被误定为 *A. semicostatum* 的一个变种[1]。日本植物学家大井次三郎又于1942年将其定名为*Agropyron kamoji* Ohwi，并加以拉丁描述[2]。而1953年他在编著日本植物志时，又将其降级为一变种，即*Agropyron tsukushiense*(Honda) Ohwi var. *transiens* (Hack) Ohwi，而将*A. kamoji* Ohwi作为其异名[3] 因此，日本植物学家一直沿用该学名[4－7]。

1959年，中国禾草学家耿以礼先生把鹅观草又处理为一独立的种并隶属于*Roegneria*之下，即：*R. kamoji* Ohwi[8]。故中国的植物学家以至现在的中国植物志等均采用该一学名[9－11]。鹅观草广泛地分布于中国、日本和朝鲜[9－11]，而其居群之间和之内的变异也十分显著，因而研究各居群在不同地理分布区的形态学变异和细胞学特点，对于探讨其演化规律，具有重要的意义。

我们从日本京都大学阪本宁男教授处征集到一份生长于当地的 *A. tsukushiense* var. *transiens*，其形态特征与分布于中国的*R. kamoji* 有一些差异，特别是其较长的颖芒以及叶鞘边缘不具纤毛等性状。为了研究该物种地理上完全隔离居群之间的变异幅度和亲缘关系，我们将这一日本的*A. tsukushiense* var. *transiens*，与采自我国的*R. kamoji*两个居群进行了杂交。以下是本文对双亲和杂种F_1的形态学比较，减数分裂染色体配对行为以及育性研究的结果，对于该物种的分类学处理在文中也进行了探讨。

材料和方法

本实验选用了三个鹅观草居群进行形态学比较和杂交研究。一个引自日本京都的*A. tsukushiense* var. *transiens* (P-128) 和两个分别采自我国四川省马尔康和宜宾的*R. kamoji* (85-152，85-172)。

每个居群测量五个植株的如下性状：株高、顶节长、穗长、旗叶长、每穗小穗数、每小穗小花数、小穗长、颖长、外稃、内稃及花药长，并分析比较各居群观测值的平均数。

居群间杂交在四川农业大学小麦所原始材料圃内进行。将*A. tsukushiense* var. *transiens*人工去雄，分别授以*R. kamoji* 85-152和85-172 的成熟花粉。收获杂种统计

结实率并干燥保存。播期将杂种先于培养皿内室温下发芽，然后再移栽于盆内。杂种F_1植株的形态学分析及与亲本的比较方法同前。减数分裂染色体制片按Bothmer等[12]的方法，于亲本及杂种孕穗期，取处于减数分裂盛期的幼穗置于卡诺氏Ⅱ溶液（冰醋酸：氯仿：纯酒精＝1：3：6）中，在0－4℃的低温条件下固定，4小时后换至75%酒精中并贮藏于冰箱内24小时。以盐酸酒精洋红（Snow's oarmine）法[13]染色，具体步骤为：将贮于酒精中的幼穗移至盐酸酒精洋红中，在62°C（±1°C）的恒温条件下染色48小时，然后在45%醋酸中压片。花粉母细胞（PMC）减数分裂中期Ⅰ染色体配对行为分析及摄影在永久制片中进行。

对各亲本及杂种F_1的花粉粒以I-IK水溶液染色以检查花粉育性（Pf）；检查并统计各亲本及杂种的结实率。

亲本及杂种F_1的凭证标本存于四川农业大学小麦研究所。

实 验 结 果

由两个组合*A. tsukushiense* var. *transiens*（P-128）×*R. kamoji*（85-152）及*A. tsukushiense* var. *transiens*（P-128）×*R. kamoji*（85-172）分别得到了7和4粒发育良好的杂种种子。此杂种种子较易发芽，以后均发育成杂种植株并能正常抽穗（表1）。

表1　种 间 杂 交 结 果

Table 1　Results of crosses between *A. tsukushiense* var. *transiens* and *R. kamoji*

杂交组合 Combinations	授粉小花数 No. of pollinated florets	结实 seed set No	%	杂种发芽率 Germination	植株 Plants obtained
A. tsukushiense var. *transiens* P-128×*R. kamoji* 85—152	35	7	20.0	85.7	6
A. tuskushiense var. *transiens* P- 128×*R. kamoji* 85-172	94	3	3.9	100.0	3

亲本和杂种的11个形态性状在表2中进行了比较。总体来看*A. tsukushiense* var. *transiens*与两个*R. kamoji*的大多数性状均比较接近，但是前者明显比后者强壮一些，特别是株高、顶节长、穗长等性状，其颖芒也较后二者长得多。杂种F_1植株的许多性状均介于亲本之间，见表2和图1。

各亲本及杂种F_1在减数分裂中期Ⅰ的染色体构型见表3和图2。亲本和杂种的减数分裂均比较正常。除在日本的材料中观察到较低频率的四价体外（平均为0.02），三个亲本的染色体构型十分接近。组合P-128×85-152的减数分裂构型为：0.52Ⅰ＋20.59

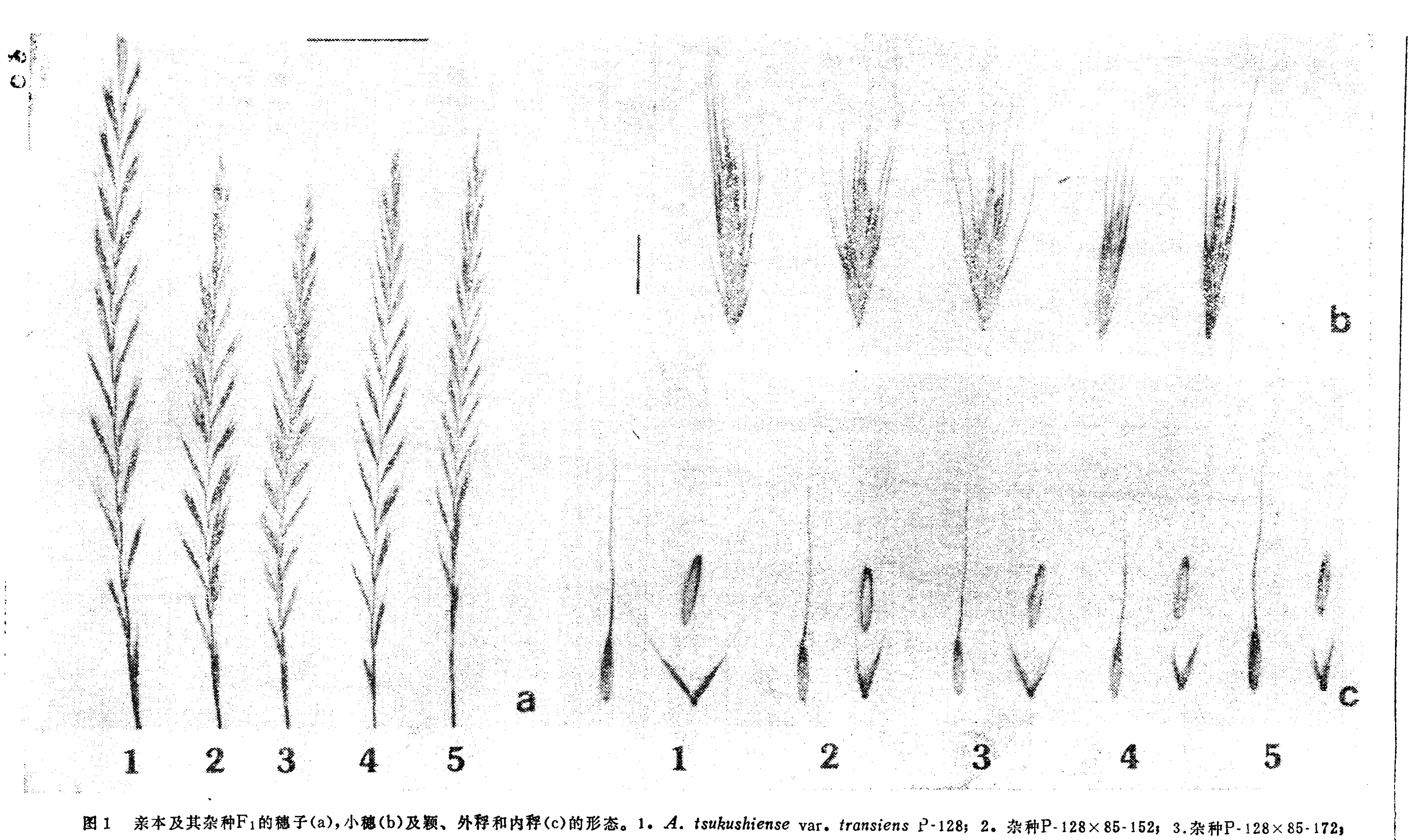


图1 亲本及其杂种F_1的穗子(a)，小穗(b)及颖、外稃和内稃(c)的形态。1. *A. tsukushiense* var. *transiens* P-128; 2. 杂种P-128×85-152; 3.杂种P-128×85-172; 4. *R. kamoji* 85-152; 5. *R. kamoji* 85-172, 比例尺＝1厘米。

Fig. 1. Spikes(a), spikelets(b), glumes, lemmas and paleas(c) of *A. tsukushiense* var. *transiens* P-128(1), *R. kamoji* 85-152(4), 85-172(5) and their F_1 hybrids P-128×85-152(2), P-128×85-172(3). Bar = 1 cm.

表2　亲本及杂种F_1形态性状的观测结果和比较(cm)

Table 2　Comparison of morphological characteristics among *A.tsukushiense* var. *transiens*, *R. kamoji* and their F1 hybrids(cm)

亲本及杂种 Parents and F1 hybrids	株高 Plant hieght	穗长 Length of spike	顶节长 Length of top internode	旗叶长 Length of flag leaf	每穗小穗数（个） No. of spikelets per spike	每小穗小花数(个) No. of florets per spikelet	小穗长 Length of spikelets	颖长 Length of glumes 第1 lower	第2 upper	第1外稃长 Lengih of lst lemmas	第1内稃长 Length of lst paleas	花药长 Length of anthers
A.tsukushiense var.	145.6	33.8	50.0	28.6	25.0	9.0	5.38	0.72(1.38)*	0.61(1.50)*	1.10(3.30)**	1.20	0.24
*transiens*P-128	±4.08	±1.33	±3.41	±3.01	±1.09	±0.89	±0.12	±0.12(±0.24)	±0.08(±0.13)	±0.01(±0.11)	±0.01	±0.01
*R. kamoji*85-152	119.2	30.6	33.4	24.0	29.2	7.8	5.52	0.78(0.80)	0.70(1.02)	1.10(3.48)	1.11	0.28
	±7.29	±2.06	±2.87	±1.41	±0.41	±0.40	±0.19	±0.17(±0.23)	±0.15(±0.28)	±0.02(±0.27)	±0.02	±0.005
*R. kamoji*85-172	119.5	28.6	40.2	22.4	25.0	8.4	5.14	0.76(0.70)	0.88(0.70)	1.04(3.08)	1.10	0.27
	±6.78	±1.02	±2.64	±1.02	±1.22	±0.80	±0.27	±0.20(±0.31)	±0.23(±0.30)	±0.04(±0.16)	±0.01	±0.01
A. tsukushiense var.	119.0	30.8	47.4	24.1	24.0	9.6	5.56	0.60(1.26)	0.60(1.16)	1.06(3.54)	1.13	0.22
*transiens*P-128×	±7.65	±1.48	±2.14	±1.67	±1.22	±0.55	±0.11	±0.18(±0.40)	±0.19(±0.40)	±0.02(±0.38)	±0.02	±0.001
*R. kamoji*85-152												
A. tsukushiense var.	121.6	31.0	46.4	24.2	24.0	8.8	5.12	0.64(1.04)	0.60(0.86)	1.05(3.16)	1.14	0.21
*transiens*P-128×	±5.45	±3.08	±6.10	±2.14	±2.00	±0.40	±0.18	±0.16(±0.23)	±0.17(±0.33)	±0.03(±0.48)	±0.03	±0.001
*R. kamoji*85-172												

* 颖芒长；** 外稃芒长。　* the length of glume awn, ** the length of lemma awn.

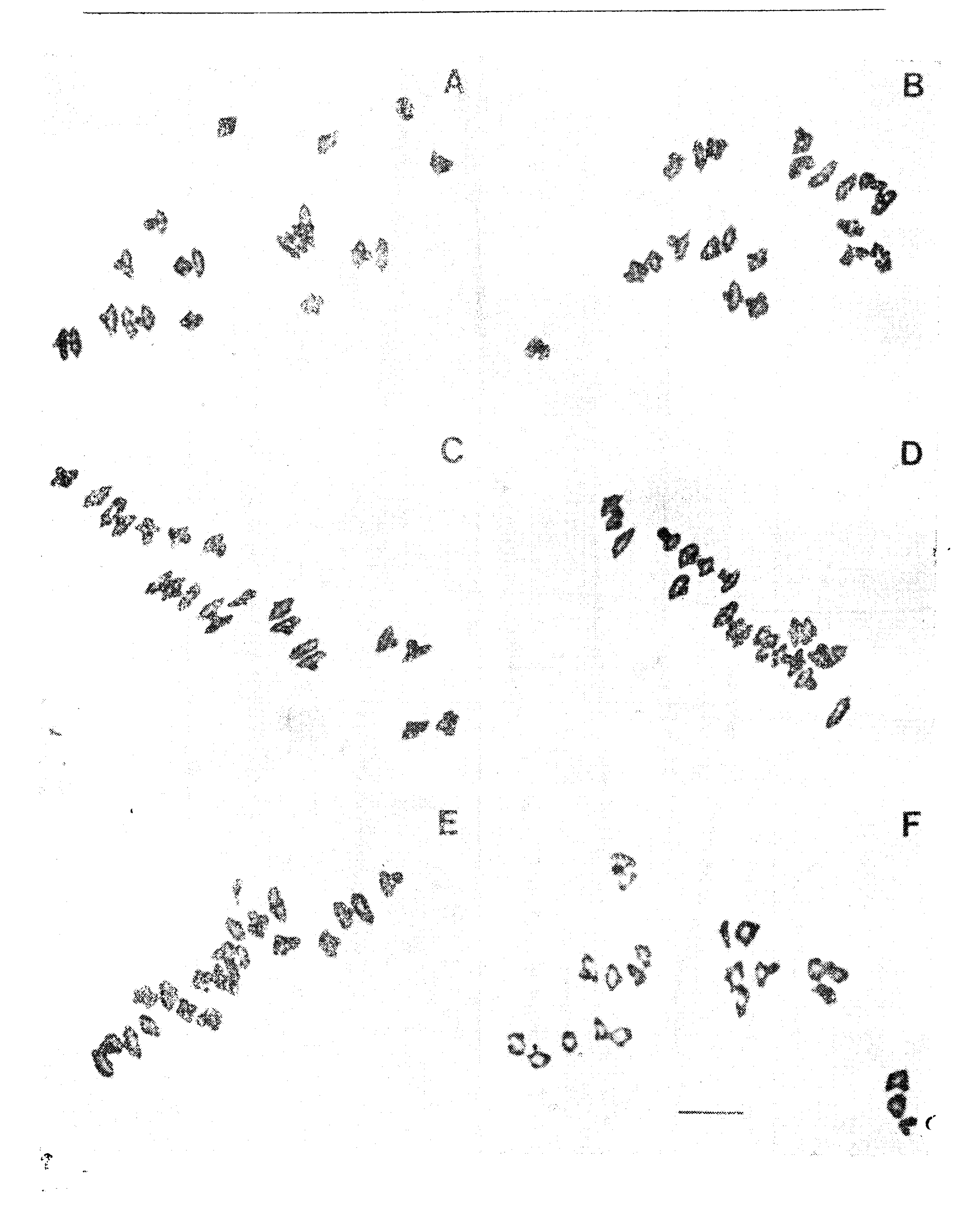

A
B
C
D
E
F

图2　各亲本及杂种F_1减数分裂中期Ⅰ染色体图象

A. *R kamoji* 85-152,21Ⅱ；B. *R. Kamoji* 85-172 21Ⅱ；C. *A. tsukushiense* var. *transiens* P-128,21Ⅱ；D. P-128×85-152, 21Ⅱ；E. P-128×85-172, 21Ⅱ（1棒形和21环形二价体）；F. P-128×85-172, 2Ⅰ+20Ⅱ；比例尺=10微米。

Fig. 2　Chromosome pairing at Metaphase-1 of *A. tsukushiense* var. *transiens*, *R. kamoji* and their F1 hybrids; A. *R. kamoji*(85-152) with 21 bivalents; B. *R. kamoji* (85-172) with 21 bivalents; C. *A. tsukushiense* var. *transiens*(P-128) with 21 bivalents; D. P-128×85-152 with 21 bivalents; E. P-128×85-172 with 21 bivalents (1 rod and 20 rings) and.F. P-128×85-172 with 2 univalents, 20 bivalents. Bar=10 μm.

表3　亲本及杂种F_1减数分裂MI构型

Table 3　Chromosome pairing at MI of PMCs in *A. tsukushiense* var. *transiens*, *R. kamoji* and their F1 hybrids

亲本及组合 Asccessions and combinations	2n	观察细胞数 No. of cells obser.	染色体构型 chromosome pairing Ⅰ	Ⅱ Total	Ⅱ Rods	Ⅱ Rings*	Ⅲ	Ⅳ	每细胞平均交叉数 Chiasmata /cell
A. tsukushiense var. *transiens* P-128	42	50	0.04 (0–2)	20.94 (20–21)	0.98 (0–5)	19.96 (15–21)	–	0.02 (0–1)	40.99 (37–42)
R. kamoji 85-152	42	50	–	21.00 (21)	0.60 (0–2)	20.36 (19–21)	–	–	41.42 (40–42)
R. kamoji 85-172	42	50	0.28 (0–2)	20.86 (20–21)	0.46 (0–2)	20.40 (19–21)	–	–	41.24 (39–42)
A. tsukushiense var. *transiens* P-128 × *R. kamoji* 85-152	42	54	0.52 (0–4)	20.59 (18–21)	1.45 (0–6)	19.14 (14–21)	0.07 (0–1)	0.02 (0–1)	39.98 (34–42)
A. tsukushiense var. *transiens* P-128 × *R. kamoji* 85-172	42	60	0.48 (0–3)	20.50 (17–21)	2.58 (0–6)	17.92 (15–21)	0.04 (0–1)	0.10 (0–2)	38.94 (34–42)

* Total二价体总数；Rod棒状二价体数；Ring环形二价体数。

Ⅱ+0.07Ⅲ+0.02Ⅳ；组合P-128×85-172的为：0.48Ⅰ+20.50Ⅱ+0.04Ⅲ+0.10Ⅳ，两个组合每细胞的染色体平均交叉数分别为39.98和38.94（表3）。

三个亲本 *A. tsukushiense* var. *transiens* P-128，*R. kamoji* 85-152，85-172的花粉可染色数分别为66%，87%，79%，均具有不育的花粉，是与其异源六倍体的本质有关，可以视为正常范围。但对其小花结实率也有一定影响。其小花结实率分别为68.3%，86%，75%，P-128×85-152，P-128×85-172两组合其杂种F_1的花粉育性

分别为31%与22%。杂种F_1植株的结实率分别为30°C与27%，则表现出相对较低的花粉育性和结实性，我们认为其亲本的花粉育性与结实性对杂种后代也有一定影响（表4）。

表4　亲本及其杂种的花粉活性(Pf)和结实率

Table 4　Pollen fertility (Pi) and seed set in *A. tsukushiense* var. *transiens*, *R. kamoji* and their F1 hybrids

亲本及杂种 Parents and hybris	观察花粉数 No. of pollens.	花粉染色性 Pf		观察小花数 No. of florets obser.	结实 Seed set	
		No.	%		No.	%
A. tsukushiense var. *transiens* P-128	142	96	66	60	41	68.3
R. kamoji 85-152	186	161	87	60	52	86.7
R. kamoji 85-172	150	118	79	60	45	75.0
A. tsukushiense var. *transiens* P-128 ×*R. kamoji* 85-152	142	44	31	100	30	30.0
A. tsukushiense var. *transiens* P-128 ×*R. kamoji* 85-172	209	45	22	100	27	27.0

讨　论

引自日本的*A. tsukushiense* var. *transiens*和采集自我国的*R. kamoji*均为六倍体（2n＝6x＝42），其杂种F_1在减数分裂中期Ⅰ都形成频率较高的二价体配对数。P-128×85－152的二价体数为20.6，变异幅度为18－21；P－128×85－172为20.5Ⅱ，变异幅度17－21。这表明日本的*A. tsukushiense* var. *transiens*虽然在形态上与中国的*R. kamoji*有一定的差异，但其三个染色体组与*R. kamoji*的三个染色体组具有很高的同源性。在两个组合的F_1中分别观察到一定数目的多价体，表明这个种的三个染色体组之间也存在着节段的同源性，该现象曾在以前不同的研究中有过报道[5,7,8]。

上述形态学和细胞学的分析进一步证实了日本的*A. tsukushiense* var. *transiens*和中国的*R. kamoji*应为同一分类等极。但需指出由于长期的地理隔离与各自的自然选择，该物种的日本居群和中国居群之间显然在形态上产生了变异，而且F_1的育性资料进一步也表明两地的居群之间产生了一定程度的生殖障碍。

大井次三郎在1953年的日本植物志中将1903年Hackel归属于*A. semicostatum* (Nees ex Steud.) Boiss.中的var. *transiens* Hack.组合为*A. tsukushiense* var. *transiens*是正确的。*A. semicostatum* (Syn. *Elymus semicostatus* (Nees ex Steud.) Meld., *Roegneria semicostata* (Nees ex Steud.) Kit.)是一个四倍体种，其地理分布区自阿富汗沿喜马拉雅地区一直到尼泊尔[14]。我国和日本均不产此种。但在1942年，

大井次三郎曾把var. *transiens*从*A*. *semicostatum*中独立出来，定为一新种*A*. *kamoji* Ohwi，同时将*R*. *kamoji*处理为异名[2]。*A*. *tsukushiense* (Honda) Ohwi 的基本名 (basionym) 是1936年Honda 所发表的 *Elymus tsukushiensis* Honda，它是一个日本的地方种[15]。

中国禾草学家耿以礼先生在1959年编写“中国主要植物图说——禾本科”一书时，将鹅观草仍独立成种，即*R*. *kamoji* Ohwi[8]。并在1963年的“国产鹅观草属 *Roegneria* C. Koch 之订正”一文中作了详细说明[16]。他认为*A*. *tsukushiense*的小穗孪生或单生，外稃近边缘具刺毛等性状，与*R*. *kamoji* (或var. *transiens*)具有明显的差异，故*R*. *kamoji*不应放在*A*. *tsukushiense* 中，而应自成一独立种。到目前为止，中国植物志[11]以及国内一些其它的学术论文[9, 10]仍沿用*R*. *kamoji* Ohwi。

作者于1988年在伦敦大英博物馆植物标本馆仔细地查阅了 *Elymus tsukushiensis* Honda (*A*. *tsukushiense*) 的等模式标本（采集者 K. Nakashima no. 9，1933年5月25日），发现除小穗孪生、外稃边缘被毛之性状外，该种的其它性状与 *R*. *kamoji* (或*A*. *tsukushiense* var. *transiens*)非常相似，特别是内稃之脊具翼这一性状。另一方面，国内的*R*. *kamoji* 中也同样有叶具毛，叶鞘具毛，甚至外稃稀疏被毛的标本；在生长条件较好的情况下*R*. *kamoji*的每个穗轴节也可发生孪生至三生小穗。因而这样的变异象*A*. *tsukushiense* var. *transiens* 这个分布较广的物种应在可允许的范围内。故作者建议仍将该等级保持于*A*. *tsukushiense*之内。

事实上，学名*A*. *tsukushiense*更为广泛地被世界小麦族学者所接受[4－7, 17]。A. Love 在“Conspectus of the Triticeae”中既没有收录 *R*. *kamoji* 也未记载 var. *transiens*[18]。原变种var. *tsukushiense*仅生长于日本的狭小地域[3]，而var. *transiens* 却广泛地分布于中国、朝鲜和日本[5, 9]。在一些学术论文中所引用的*A*. *tsukushiense* 实际上也应为var. *transiens*[4, 17]。

此外，冰草属 (*Agropyron*) 早已局限为仅含P染色体组种的小属[17]，而且这一定义也已被世界大多数禾草学家所接受。但 *A*. *tsukushiense* 含有 SSHHYY 染色体组[17]，应该置于*Roegneria*中。故笔者建议对该物种采用如下分类处理：

1. **Roegneria tsukushiensis** (Honda) B. R. Lu, Yen et J. L. Yen et J. L. Yang var. **tsukushiensis** comb. nov.——*Elymus tsukushiensis* Honda, Bot. Mag. Tokyo **50**: 391, 1936; ——*Clinelymus tsukushiensis* (Honda) Honda, Bot. Mag. Tokyo **50**: 572, 1936; ——*Agropyron tsukushiense* (Honda) Ohwi, Acta Phyto tax. & Geobot. **6**: 54, 1937; ——*Agropyron semicostatum* (Steud.) Nees ex Boiss. var. *tsukushiense* (Honda) Ohwi, Acta Phytotax. & Geobot. **6**: 54, 1937; ——*Agropyron tsukushiense* (Honda) Ohwi var. *tsukushiense* (Honda) Ohwi, Fl. Japan: 106, 1953.

2. **Roegneria tsukushiensis** (Honda) B. R. Lu, Yen et J. L. Yang var. **transiens** (Hack.) B. R. Lu, Yen et J. L. Yang comb. nov.——*Agropyron semicostatum* var. *transiens* Hack. Bull. Herb. Boiss: **11** (3): 507, 1903; ——*Agropyron kamoji* Ohwi, Acta Phytotax. & Geobot., **11** (3): 179, 1942; ——

Roegnseria kamoji Ohwi, Acta Phytotax. & Gcobot., 11（3）: 179, 1942; Fl. Illustr. Plant. Prim. Sin. Gram.（中国主要植物图说一禾本科）, 350, 351, f. 281, 1959; Acta Nanjing Univ.（南京大学学报）, 1: 7, 15, 1963; Fl. Reip. Popu. Sin.（中国植物志）9（3）: 52, 59, 1987; ——*Agropyron tsukushiense* (Honda) Ohwi var. *transiens* (Hack.) Ohwi, Fl. Japan, 106, 1953; ——*Elymus kamoji* (Ohwi) S. L. Chen, Bull. Nanjing Bot. Gard. Mem. Sun Yat Sen（南京中山植物园研究论文集）, 1987: 9, 1987.

参 考 文 献

1 Hackel E. *Bull Herb Boiss* 1903; 2（3）: 507

2 Ohwi J. *Acta Phytotax* & *Geobot* 1942; 11（3）: 179—180

3 Ohwi J. (Editor). Flora of Japan. Washington, D C: Smithsoniana Inst., 1965; 153—154

4 Muramatsu M, Kaneta S, Ikeda R, Uetsuki T. Katsumme T. Proc. 6th Intern. Wheat Genet. Symp. Kyoto, Japan. 1983; 1040—1048

5 Sakamoto S. *Jap J Genet* 1964; 39（6）: 392—400

6 Sakamoto S. *Bot Mag Tokyo* 1982; 95: 375—383

7 Sakamoto S. Muramatsu M. *Jap J Genet* 1966; 41（2）: 155—168

8 耿以礼等. 中国主要植物图说一禾本科. 北京: 科学出版社, 1959; 351—389

9 卢宝荣, 颜济, 杨俊良. 云南植物研究 1988; 10（2）: 139—146

10 卢宝荣, 颜济, 杨俊良. 云南植物研究 1988; 10（3）: 261—270

11 郭本兆等. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1987; 9（3）: 52—60

12 Bothmer R von, Flink J and Landström T. *Can J Cytol* 1986; 28: 525—535

13 Snow R. Stain Technol 1963; 38: 9—13

14 Salomon B, Bothmer von R, Yang J L, Lu B R. *Bot Jahrb Syst* 1988; 110（1）: 7—15

15 Honda M. *Bot Mag Tokyo* 1936; 50: 391

16 耿以礼, 陈守良. 南京大学学报 1963; 1: 1—92

17 Dewey D R. Gene Maniputation in Plant Improvement. New York: Plenum Publishing Corp. 1984; 209—279

18 Löve A. *Feddes Report* 1984; 95（H 7—8）: 425—521